Betydningen af aggregationsmønstre for samspillet imellem en værtsart, Epinotia tedella (Cl.), og dens parasitoidarter

MIKAEL MÜNSTER-SWENDSEN

Münster-Swendsen, M.: Betydningen af aggregationsmønstre for samspillet imellem en værtsart, *Epinotia tedella* (Cl.), og dens parasitoidarter. [The effect of aggregation patterns on the interference between a host species, *Epinotia tedella* (Cl.) (Lep., Tortricidae), and its parasitoid species.] – Ent. Tidskr. 100:145–149. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

The distribution of host density and of the attack frequencies of its two dominating parasitoids, *Pimplopterus dubius* (Hgn.) and *Apanteles tedellae* Nix., has been measured within a homogeneous and a very heterogeneous spruce stand. Through a classification of a stand into 27 discrete subhabitat types, and an estimation of corresponding indices of preference for the three species, a simple model on distribution and parasitism was set up.

The strongly aggregating *A. tedellae* constitutes as a stabilizing factor, but *P. dubius* makes the system unstable because of its weak and slightly inverse aggregation pattern. The relation between aggregation patterns and competition between parasitoids is investigated, and a partition of the competition into one component of multiparasitic relations and another concerning the exploitation of the common resource, i.e. the host population, is discussed. Obviously, the absence of a significant aggregation is an advantage to *P. dubius*, that is competing with the multiparasitic winner, and strongly aggregating *A. tedellae*.

M. Münster-Swendsen, Dept. of general Zoology, University of Copenhagen, Universitetsparken 15, 2100 Ø, Denmark.

Indledning

Epinotia tedella (Cl.) optræder visse år i Danmark som skadedyr på rødgran (*Picea abies* Karst.), hvor dens larve minerer i nålene. Dens populationsdynamik har været undersøgt gennem ni år i Gribskov, Nordsjælland.

De betydeligste mortaliteter skyldes her parasitoider, der angriber første og andet larvestadium, en patogen svamp, der angriber den overvintrende larve (*Paecilomyces farinosus* Brown & Smith), samt en elateride, *Athous subfuscus* Müll., hvis største larver er puppepredatorer.

E. tedella angribes af et komplex af parasitoider bestående af fire primærparasitoider, to kleptoparasitoider og een hyperparasitoid (Münster-Swendsen 1979). Den følgende undersøgelse drejer sig specielt om de to dominerende og specifikke primærparasitoider, *Pimplopterus dubius* (Hgn.) (Ichneumonidae) og *Apanteles tedellae* Nix. (Braconidae).

Konkurrenceforholdene i forbindelse med superparasitering og multiparasitering (Münster-Swendsen 1973) er tidligere undersøgt kvalitativt og kvantitativt gennem dissektioner af unge værtslarver. Således vinder *A. tedellae* obligatorisk over *P. dubius* i tilfælde af multiparasitering, idet den benytter sine mandibler i en ren fysisk kamp. Ingen af de to arter skelner, under deres angreb, imellem uparasiterede og allerede parasiterede værter og prøver taget af identiske afsnit af grene i samme højde viser sålede at superparasiteringen ikke afviger fra en Poisson-fordeling og at multiparasiteringen også sker som følge af tilfældige sammentræf.

Formålet med dette arbejde er, gennem en modelmæssig beskrivelse og beregning, at undersøge betydningen af værtens fordelingsmønster samt fordelingen af parasitoidarternes angreb m.h.t. regulering og interspecifik konkurrence.

Metodik

Fordelingen af *E. tedella*'s tæthed og af parasitoidernes angrebsfrekvens indenfor en granbe-

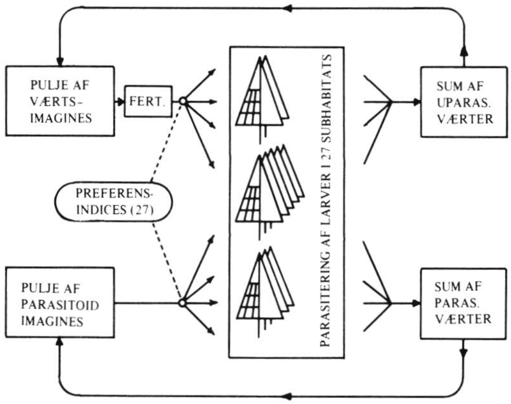


Fig. 1. Handlings- og beregningsforløb for en generation af værter og parasitoider.

Sequence of events and of calculations within a generation of hosts and parasitoids.

stand blev undersøgt i to forskellige bestande, – en 28-årig, som var regelmæssig og homogen, samt en 18-årig, meget irregulær bestand bestående af spredte grupper af træer.

Fordelingen indenfor de enkelte grene blev målt i forskellige kroneniveauer, således at vertikal- og horizontalfordeling indenfor trækronerne kunne kortlægges. Endvidere blev værtstæthed og parasiteringshyppighed målt på forskellige træer indenfor hver bestand.

Resultaterne af disse målinger viste at 1) værtstætheden aftager imod grenspidsen og det samme gør sig gældende for *A. tedellae*'s angrebshyppighed, endog med endnu stejlere gradient. *P. dubius* optræder derimod med omtrent samme angrebshyppighed i det horizontale plan. Begge bestande viste dette fordelingsmønster for kronens grene. 2) Værtstætheden aftager jævnt imod kronens øvre del, og det samme gør *A. tedella*'s angrebshyppighed (antal æg per vært) med stejlere gradient, mens *P. dubius* viser en svag modsat tendens. 3) Fordelingerne imellem træer i den heterogene bestand viste på samme måde at værten og *A. tedellae*-angrebsfrekvensen aftog imod en trægruppes rand, mens *P. dubius* igen viste en svag modsat tendens. I den homogene bestand viste parasitoiderne den samme tilsyneladende respons på værtstæthed, selvom forskellen imellem træer, og dermed aggregationen, var mindre.

Som helhed gælder det at værten er aggregeret i de nedre og indre dele af kronen, samt foretrækker de mørkest stillede træer. Det samme aggregationsmønster finder man for *A. tedellae,* blot endnu kraftigere, mens *P. dubius* udviser en meget ringe, til dels modsat rettet, aggregation. Den relative angrebsfrekvens i relation til værtstætheden er vist på Fig. 2a, og det ses her at *P. dubius* har sin største effekt i de subhabitats hvor værtstætheden er lavest, mens *A. tedellae*'s betydning her er ringe, men til gengæld særdeles stor i subhabitats med de største værtstætheder. Observationer i felten viser imidlertid at der ikke er tale om en direkte, individuel respons på lokale værtstætheder, men om en preferens for særlige strukturelle og mikroklimatiske forhold indenfor habitaten, – i særdeleshed for gren- og trætæthed samt lys- og vindforhold.

Af hensyn til den videre undersøgelse inddeltes en bestand i 27 subhabitats ialt, idet træerne inddeltes i 3 grupper med hver sin gennemsnitstæthed af værter og hver trægruppes egen frekvens i bestanden blev estimeret, mens hver krone blev inddelt i 3 horizontale niveauer og hvert niveau i 3 dele, målt fra stamme til grenspids. Gennem en normalisering af feltmålene blev de relative frekvenser for tæthed og angreb herefter bestemt for de 27 subhabitats, idet frekvensen for en trægruppe blev multipliceret med frekvensen for et kroneniveau og for et grenafsnit, hvorved man får den pågældende subhabitats frekvens-index, eller preferens-index, for den pågældende art.

Fig. 1. viser et diagram af hændelses- og beregningsforløbet for hver generation, idet hver parasitoidart dog holdes adskilt i beregningerne. Udregningen af parasiteringen i hver subhabitat gør brug af parasitoidernes observerede søgekonstant og en Poisson-fordelt superparasitering ($k = a \cdot P/2.3$) (Nicholson & Bailey 1935), samt multiparasitering med *A. tedellae* som obligatorisk vinder. Den observerede søgekonstant (søgeeffektivitet) gældende for enhver subhabitat er for *A. tedellae* kun ca. halvt så stor som for *P. dubius,* men dens totale, som normalt måles, er dog større fordi den under sin søgen koncentrerer sig særligt om steder, hvor også værten er aggregeret.

Denne ret simple model, samt derivater af den, er nu regnet igennem på computer, idet værtens og parasitoidernes dynamik er undersøgt i relation til vegetationens struktur og til aggregationsmønstrene, mens andre faktorer er udeladt.

Resultater

I det følgende henviser udtrykket stabilitet til situationer, hvor vært- og parasitoidpopulationerne viser fluktuationer, der aftager i amplitude og nærmer sig en ligevægtstilstand, – mens instabilitet svarer til voksende amplitude og sammenbrud af coexistensen.

Heterogen bestand

Dersom værten og den stærkt aggregerende *A. tedellae* optræder alene fås et stabilt samspil, men samspillet mellem værten og *P. dubius* alene er instabilt. Dvs. at *A. tedellae*'s aggregation gør den stabiliserende, mens manglen på denne hos *P. dubius* gør den destabiliserende. Når de tre arter er sammen er systemet instabilt, hvorved man kan se at tre arter kan give mindre stabilitet end to.

Hvis man simulerer en introduktion af et lille antal *P. dubius* ses det at den vil blive etableret og herefter gøre systemet instabilt uden at den gennemsnitlige værtstæthed sænkes væsentligt, – altså en uheldig introduktion i tilfælde af biologisk bekæmpelse. Havde *P. dubius*'s søgeeffektivitet blot været 22% mindre var den ikke blevet etableret, men tvunget ud af systemet grundet konkurrencen fra *A. tedellae*.

En simuleret introduktion af *A. tedellae* i et system bestående af de to andre arter ved disses instabile ligevægtstætheder viser at den etableres, men ikke formår at stabilisere systemet eller sænke værtstætheden, idet de to parasitoider kompenserer for hinanden gennem deres konkurrence. Hvis *A. tedellae*'s søgeeffektivitet havde været 40% mindre ville den ikke blive etableret, men udkonkurreret af *P. dubius* selvom den er vinder ved multiparasitering. Kun hvis dens søgeeffektivitet var 50% større end den observerede, ville den både etableres og samtidigt udkonkurrere *P. dubius*, hvorefter det instabile system ville stabiliseres med en ny art på omtrent samme tæthedsniveau.

Homogen bestand

For den regelmæssige, homogene bestand får man præcist de samme resultater, trods den mindre forskel mellem træerne, og selv en simulering af en hypotetisk, fuldstændig homogen bestand, bestående af helt ens træer med samme tiltrækning gav identiske resultater. Årsagen er her at forskelligheden blandt træer ikke bidrager til den aggregation man allerede finder indenfor den enkelte krone, og generelt gælder det, at aggregationens styrke ikke nødvendigvis ændres selv om man fjerner eller tilfører en af "dimensionerne" i denne.

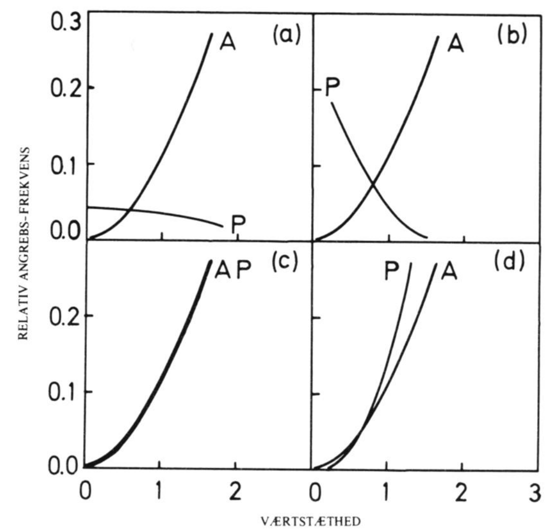


Fig. 2. Fire eksempler på aggregationsmønstre for angreb af *A. tedellae* (A) og *P. dubius* (P), der illustrerer det observerede mønster (a) samt hypotetiske mønstre (b) – (d), hvor *P. dubius*' aggregation er henholdsvis antagonistisk (b), identisk (c) og mere intens (d) i forhold til *A. tedellae*'s aggregation.

Four examples of aggregation patterns for the attacks from *A. tedellae* (A) and *P. dubius* (P), illustrating the observed pattern (a) and hypothetical patterns (b)–(d), where the aggregation of *P. dubius* is antagonistic (b), identical (c) and more intensive (d) compared with that of *A. tedellae*.

Aggregationsmønstre

Forskellige hypotetiske aggregationsmønstre blev simuleret, og deres betydning for konkurrence og sameksistens undersøgt.

Dersom *P. dubius* tillægges et fordelingsmønster, som er antagonistisk i forhold til *A. tedellae*'s, svarende til en præferens for præcist de modsatte subhabitats (Fig. 2 b), bliver den meget hurtigt udkonkurreret selvom det multiparasitære overlap med *A. tedellae* er formindsket. Evnen til at udnytte værtspopulationen er her svækket for *P. dubius*, og dens søgeeffektivitet

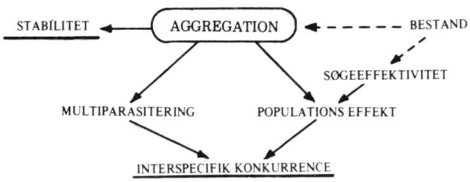


Fig. 3. Diagram visende den observerede forbindelse imellem aggregation, stabilitet og konkurrence.

Diagram showing the observed connection between aggregation, stability and competition.

skal forøges med en faktor på 3 for at opveje det uhensigtsmæssige fordelingsmønster.

Tillægger man nu *P. dubius* det samme, positive aggregationsmønster som *A. tedellae* (Fig. 2 c), så udkonkurreres den alligevel, denne gang fordi den multiparasitære konkurrence er forstærket grundet det sammenfaldende aggregationsmønster. Med det observerede, ikke aggregerede mønster (Fig. 2 a) blev *P. dubius* ikke udkonkurreret, hvorved man kan slutte at den har fordel af ikke at være aggregeret, når den lever sammen med *A. tedellae*.

Dersom man giver *P. dubius* en positiv aggregation, der er endnu stærkere end den for *A. tedellae* (Fig. 2 d), udkonkurreres den alligevel, – også hvis dens søgeeffektivitet gøres 3–4 gange større. Den multiparasitære konkurrence er her meget intens, og kun hvis søgeeffektiviteten for *P. dubius* gøres 5 gange større forbliver den i systemet, og alle tre arter opnår en stabil sameksistens. Denne sameksistens skyldes at den art, der taber ved den multiparasitære konkurrence, har en særlig stor søgeeffektivitet, samt at begge parasitoider udviser en positiv, men forskellig, aggregativ respons.

Diskussion

Stabilitet kan have flere årsager (Hassell & May 1973, Münster-Swendsen & Nachman 1978), men aggregation er et alment udbredt fænomen og sikkert den mest betydningsfulde årsag til stabilitet i parasitoid-vært samspil. De fleste undersøgelser heraf er baseret på skrivebords-antagelser, mens Griffiths & Holling (1969) benyttede en målt negativ binomialfordeling af æg blandt værterne til beskrivelse af aggregationen, men en sådan metode er uanvendelig fordi eksponenten k ikke har nogen klar biologisk definition og tilmed varierer med middeltætheden (Taylor, Woiwod & Perry 1979).

M.h.t. konkurrencen imellem parasitoider ses det at denne har to forskellige aspekter:

1) En fysisk/fysiologisk konkurrence, der udspiller sig indeni de multiparasiterede værtsindivider.
2) En populationsdynamisk konkurrence om udnyttelsen af den fælles ressource, værtspopulationen.

Arternes aggregationsmønster indgår som element i den fysiske, multiparasitære konkurrence ved at bestemme dennes styrke. Den manglende, til dels modsatte, aggregation i forhold til værten, som er observeret for *P. dubius*, kan derfor betragtes som et resultat af konkurrencen med den fysiske vinder *A. tedellae*.

Den dynamiske konkurrence er også influeret af aggregationsmønstret, idet aggregation kan kompensere for lav søgeeffektivitet og dermed forøge udnyttelsen af værtspopulationen.

Fordelings- eller aggregationsmønstre er således af afgørende betydning for forståelse og beskrivelse af vært-parasitoid samspil og konkurrence mellem parasitoider, og bør følgelig indgå i en dynamisk modelbeskrivelse. Den diskuterede forbindelse imellem aggregation, stabilitet og konkurrence er vist på Fig. 3.

I denne undersøgelse er tidsmæssige forhold samt dispersion ikke medtaget. I realiteten er *P. dubius* underlagt tidsmæssig asynkroni og har visse dispersionsevner, hvilket bevirker at den ikke virker destabiliserende. Upublicerede modelundersøgelser af *E. tedella*'s populationsdynamik viser at parasitoiderne netop udgør den faktor, der virker mest stabiliserende overfor populationen.

Litteratur

Griffiths, K. J. & Holling, C. S. 1969. A competition submodel for parasites and predators. – Can. Entom. 101:785–818.

Hassell, M. P. & May, R. M. 1973. Stability in insect host-parasite models. – J. Anim. Ecol. 42:693–726.

Münster-Swendsen, M. 1973. Træk af insekt-parasitoidernes biologi og værtsrelationer. – Ent. Meddr. 41:3–15.

– 1979. The parasitoid complex of Epinotia tedella (Cl.) (Tortricidae). – Ent. Meddr. 47: In print.

Münster-Swendsen, M. & Nachman, G. 1978. Asynchrony in insect host-parasite interaction and its ef-

fect on stability, studied by a simulation model. – J. Anim. Ecol. 47:159–171.

Nicholson, A. J. & Bailey, V. A. 1935. The balance of animal populations. Part 1. – Proc. Zool. Soc. London :551–98.

Taylor, L. R., Woiwod, I. P. & Perry, J. N. 1979. The negative binomial as a dynamic ecological model for aggregation, and the density dependence of k. – J. Anim. Ecol. 48:289–304.

Kuldetoleranse hos alpine og arktiske collemboler

LAURITZ SØMME

Sømme, L.: Kuldetoleranse hos alpine og arktiske collemboler. [Cold-hardiness in alpine and arctic Collembola.] – Ent. Tidskr. 100:149–151. Lund, Sweden 1979. ISSN 0013-886x.

Collembola are found at higher altitudes and closer to the poles than any other insects. As has lately been demonstrated, alpine species, as well as species from the Arctic and the Antarctic, apparently depend on supercooling to survive temperatures below the freezing point of their haemolymph, while so far no freezing resistant species have been discovered. A review is presented regarding supercooling in species of Collembola from Norwegian mountains, Swiss and Austrian Alps, Alaskan tundra, Mt. Kenya and the Maritime Antarctic. Where sufficient data are available it appears that at least part of the population have lower supercooling points than the lowest known temperature of their habitat.

In *Tetracanthella wahlgreni* from Hardangervidda, Norway, the ability to supercool is greatly reduced by the presence of food residues in the gut. Increased cold-hardiness is achieved when the gut is emptied in the autumn, and further when glycerol is accumulated in the haemolymph at temperatures below 0°. Similar mechanisms are expected to occur in other species from habitats with extreme temperature conditions, and further investigations would be of interest.

L. Sømme, Zoological Institute, University of Oslo, P.O. Box 1050, Blindern, Oslo 3, Norway.

For insekter og andre terrestre arthropoder fins to muligheter til å overleve lave temperaturer (Salt 1961, Asahina 1969). Frysetolerante arter er i stand til å tåle isdannelse i kroppens vev, selv om mengden av is som tolereres, og den tid de kan leve i frossen tilstand, varierer betraktelig innen og mellom arter. Andre arter er frysefølsomme, dvs. at de tåler liten eller ingen frysing, og iallfall ikke ved temperaturer som de normalt vil bli utsatt for i sine naturlige omgivelser. For å overleve temperaturer under kroppsvæskens frysepunkt, er slike arter avhengige av sin evne til å underkjøles.

Betydningen av underkjøling hos overvintrende insekter har blitt undersøkt hos en rekke arter fra forskjellige ordner. I den senere tid er det vist at forskjellige arter av collemboler fra alpine, arktiske og antarktiske biotoper er frysefølsomme, mens frysetolerante arter hittil ikke er påvist.

Gjennomsnitlige underkjølingspunkt hos collemboler fra forskjellige lokaliteter er gjengitt i Tab. 1. Arter fra de østerriske Alper (Sømme 1979) og fra norske høyfjell (Sømme & Conradi-Larsen 1977) lever på avblåste, snefrie fjellrabber, hvor de utsettes for meget lave temperaturer om vinteren. *Tetracanthella wahlgreni* har høye underkjølingspunkt om sommeren, og de laveste gjennomsnittsverdier om vinteren med enkelte individer helt ned til –39°. Både i de østerriske Alper og i norske høyfjell vil en del av populasjonen alltid overleve de mest ekstreme vinterforhold, siden mange individer har underkjølingspunkt som ligger lavere enn de lavest målte vintertemperaturer (Sømme 1979). Arter som ble samlet i sveitsiske Alper, og holdt ved –5° og 0° i laboratoriet, hadde også lave gjennomsnitlige underkjølingspunkt, og enkelte individer kunne underkjøles til under –40° (Block & Zettel under trykning). Hos fem arter av collemboler (som